

УДК 576.88/89+595.3:557.0

ЛОКАЛИЗАЦИЯ РАКООБРАЗНЫХ — ПАРАЗИТОВ РЫБ
И ОБОНИТЕЛЬНЫЕ КАПСУЛЫ КАК МЕСТООБИТАНИЕ
МЕЗОПАРАЗИТОВ РОДА *SALMINCOLA*
(PODOPLEA: LERNAEOPODIDAE)

© Н. М. Пронин, Т. Г. Бурдуковская

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
ул. Сахьяновой, 6, Улан-Удэ, 670047
E-mail: proninnm@yandex.ru

Поступила 12.02.2013

Сорепода паразиты рыб Байкала (16 видов) по локализации разделены на 7 групп: паразиты жаберного аппарата, жаберных крышек, жаберной и ротовой полостей, обонятельных ямок, кожного покрова, плавников. Паразитов обонятельных ямок предложено выделять в особую экологическую группу мезопаразитов. Типичными представителями этой группы являются раки *Salmincola longimanus* complex — паразиты хариусовых и сиговых рыб в составе трех видов (*S. longimanus*, *S. svetlanovi*, *S. lavaretus*) и одного подвида (*S. longimanus sibirica*).

Ключевые слова: копеподы, паразиты, мезопаразиты, рыбы, локализация, обонятельные капсулы.

Экологическая группа паразитических копепод *Soropoda parasitica* (класс Crustacea) включает значительное число видов, широко распространенных в пресных и морских водах. Видовое разнообразие паразитических копепод двадцать лет назад оценивалась в 1600—1800 видов (Kabata, 1992), а позднее В. Н. Казаченко (2001) насчитал 3114 номинативных видов, из которых 1857 считает валидными.

Изучением копепод — паразитов рыб Байкала началось с коллекции раков собранной экспедицией Зоологического музея Московского университета и обработанной И. И. Месяцевым (Messjatzeff, 1926), который зарегистрировал 6 видов раков с описанием 5 в качестве новых для науки. Позднее по результатам ревизии этих видов А. П. Маркевичем (1937) только *Salmincola cottidarum* Messjatzeff, 1926 остался валидным. Опускаем дальнейший экскурс в историю изучения *Soropoda parasitica* Байкала и его бассейна, поскольку она сделана нами ранее при обобщении эколого-фаунистических исследований этой группы паразитов рыб (Пронин и др., 1999). После этого получены новые данные по видовому составу, распространению и хозяевам паразитических копепод. В настоящее время, по

нашим данным, таксономическое разнообразие паразитических копепод представлено 3 семействами (Ergasilidae, Lernaeidae, Lernaeopodidae) 8 родами и 16 видами (*Ergasilus briani* Markewitsch, 1932; *E. sieboldi* Nordmann, 1832; *Paraergasilus rylovi* Markewitsch, 1937; *Lernaea elegans* *morpha ctenopharyngodontis* Yin, 1960; *Salmincola thymalli* (Kessler, 1868); *S. salmoneus* (Linnaeus, 1758); *S. cottidarum* Messjatzeff, 1926; *S. svetlanovi* Burdakovskaya et Pronin, 2010; *S. extumescens* (Gadd, 1901); *S. extensus* (Kessler, 1868); *S. lavaretus* Burdakovskaya et Pronin, 2010; *Achiheres percarum* Nordmann, 1832; *Basanistes woskobojnikovii* Markewitsch, 1936; *B. briani* Markewitsch, 1936; *Coregonicola baicalensis* Korjakov, 1951; *Trachelastes polycolpus* Nordmann, 1832). Два вида (*Caligus lacustris* Steenstrup et Lutken, 1861; *Salmincola strigatus* (Markewitsch, 1936)) исключены из состава фауны Байкала.

В данной работе представлен фрагмент анализа экологического разнообразия паразитических копепод Байкальского региона по результатам полных и специальных паразитологических вскрытий 8490 экз. 34 видов рыб, проведенных с 1998 по 2011 г. при участии сотрудников Лаборатории паразитологии и экологии гидробионтов Института общей и экспериментальной биологии СО РАН. Этот фрагмент ограничивается анализом локализации или местообитания раков.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Локализация. Фактически все зоопаразиты имеют определенную локализацию в организме хозяина или на его поверхности. Соответственно часть тела, орган или часть органа является его местообитанием (стация обитания). Не вдаваясь в обсуждения вопроса выделения в организме хозяина биотопов и эндостации по Е. Н. Павловскому (1934), можно согласиться, что с позицией общей экологии в пределах стации обитания нужно выделять микростации, термин предложен В. Б. Дубининым (1950, 1951) для обозначения локализации высоко специализированных перьевых клещей в различных частях перьев птиц.

По локализации или месту обитания паразитических раков Байкала можно разделить на следующие группы:

- паразиты жаберного аппарата: жаберные лепестки (*E. briani*, *E. sieboldi*, *L. elegans* *morpha ctenopharyngodontis*, *S. thymalli*, *S. salmoneus*, *A. percarum*), тычинки и дужки (*A. percarum*);
- паразиты жаберных крышек (*B. woskobojnikovii*, *B. briani*);
- паразиты жаберной полости, верхняя часть сочленения жаберной дужки и жаберной крышки (*S. cottidarum*, *S. extumescens*);
- паразиты ротовой полости (небо, язык) (*C. baicalensis*, *S. cottidarum*, *A. percarum*);
- паразиты обонятельных ямок (*P. rylovi*, *S. svetlanovi*, *S. lavaretus*);
- паразиты кожного покрова (*L. elegans* *morpha ctenopharyngodontis*, *S. extensus*);
- паразиты лучей плавников (*T. polycolpus*).

Таким образом, по специализации к органам и местам обитания наиболее разнообразен видовой состав паразитов жаберных лепестков (5 видов),

тогда как другие группы представлены 1—3 видами. Только 2 вида входит в состав 2 групп по локализации: *A. percarum* — жаберного аппарата и ротовой полости, *L. elegans* morpha *ctenopharyngodontis* — жаберного аппарата и кожного покрова. Паразиты жаберных лепестков абсолютно доминанты по относительной численности их гостальных гемипопуляций (экстенсивности и интенсивности инвазии, индексу обилия).

В свое время З. Кабата (Kabata, 1976) предложил выделить копепод, внедряющихся головой и частью туловища в ткани хозяина (*Lernaea* ssp. и другие) в особую категорию мезопаразитов, обоснованную от эктопаразитов. К сходному выводу пришел В. Н. Казаченко (Казаченко, 1981) при изучении паразитических копепод океанических промысловых рыб, выделяя раков в особую группу интропаразитов. А. В. Гусев (1987) сделал краткую ремарку о недостаточной обоснованности предложений З. Кабата и В. Н. Казаченко без какой либо аргументации. Мы считаем, что паразитические копеподы, которые глубоко внедряются в ткани хозяина, существенно отличаются от типичных эктопаразитов, которые поселяются на/в покровных тканях хозяина. За ними следует сохранить название интропаразитов, предложенное В. Н. Казаченко. А вот название «мезопаразиты», безусловно, подходит к обитателям обонятельных капсул рыб, поскольку они не соприкасаются с открытой окружающей средой. К этой категории относятся не только паразитические раки, но и представители других таксонов, например, инфузории *Aplosoma nasale* (Timofeev, 1962) (Peritricha).

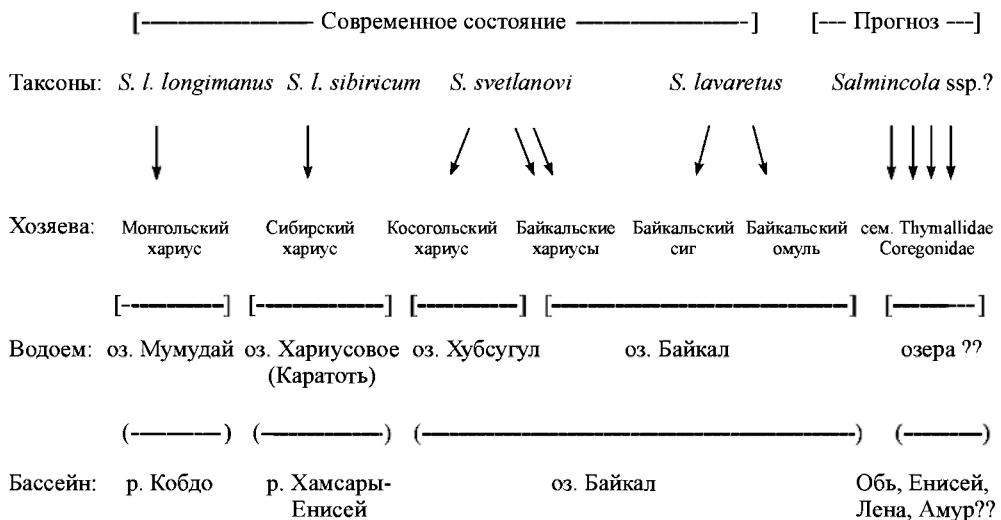
Обонятельные ямки лососевидных рыб служат местами обитания особой экологической группы мезопаразитов рода *Salmincola*. Более 30 лет назад А. Н. Гундризер (1974) описал новый вид *S. longimanus* Gundrizer, 1974 из обонятельных ямок монгольского хариуса *Thymallus brevirostris* Kessler, 1879 из оз. Мумудай (бассейн р. Кобдо, Республика Тыва, Россия). Отличительной чертой нового вида являются длинные максиллы II («руки»), согласно которой и дано название «longimanus». Позднее известный специалист по паразитическим копеподам З. Кабата переописал *S. longimanus* по двум экземплярам самок из коллекции А. Н. Гундризера (Kabata, 1977), полученных по цепочке А. Н. Гундризер — Н. М. Пронин — О. Н. Бауэр — З. Кабата. Он подтвердил его валидность. Впоследствии (1988 г.) *S. longimanus* был найден у нового вида хозяев — косогольского хариуса *Th. nigrescens* Dorogostaisky, 1923 из оз. Хубсугул (Ханхинский залив, пос. Турта) (бассейн оз. Байкал, Монголия) (Pronin, 1998; Pronin, Pronina, 1998), но морфологические особенности паразита от нового вида хозяев из нового для него географического района/бассейна не были изучены (Пронин и др., 2004).

До недавнего времени паразитические копеподы из обонятельных ямок хариусовых и сиговых рыб из других районов Евразии, в том числе из оз. Байкал, не были известны, вероятно, вследствие того, что этот орган не исследовали и/или ввиду редкой встречаемости паразитов с данной локализацией. У черного (*Th. baicalensis* Dybowski, 1874) и белого (*Th. brevipinnis* Svetovidov, 1931) байкальских хариусов из оз. Байкал до недавнего времени был известен только один вид паразитического рака — *S. thymalli* (Kessler, 1868). В мае 2009 г. авторами сделаны первые находки раков рода *Salmincola* в обонятельных ямках у черного байкальского хариуса из Баргузинского залива, а позднее — из Чивыркуйского залива (июль 2009—

2010 гг.) оз. Байкал. В это же время (май—июнь 2009 г., май—июль 2010 г.) раки этого рода найдены в обонятельных ямках байкальского омуля и байкальского сига из Чивыркуйского залива. Это первые находки паразитических ракообразных в обонятельном органе рыб сем. Coregonidae. На основе сравнительного анализа морфологии копепод из озер Хубсугул и Байкал авторами было описано 2 новых вида: *S. sveitlanovi* Burdukovskaya et Pronin, 2010 от косогольского и черного байкальского хариусов и *S. lavaretus* Burdukovskaya et Pronin, 2010 от байкальского сига и байкальского омуля (Бурдуковская, Пронин, 2010).

Кроме номинального вида *S. longimanus* A. N. Гундризер (1974) зарегистрировал иную форму этого рака в ранге подвида *S. longimanus sibiricum* из обонятельных ямок локальной формы сибирского хариуса *Th. arcticus* (Pallas, 1776) из оз. Хариусовое (Каратоть) из бассейна р. Хамсары (правый приток р. Бол. Енисей), сопроводив единственный рисунок общего вида следующим предельно кратким описанием «От номинального вида отличается не сердцевидной, а сферической формой буллы, несколько иным строением максиллепед II, более короткими максиллепедами I. Третий членник максиллепед II на вершине кулачковидно расширен и вооружен двумя выростами» (Гундризер, 1974, с. 65). Исходя из этого описания, основными отличительными признаками *S. l. sibiricum* являются форма буллы и другой вид хозяев. Конечно, необходимо полное морфологическое описание этой формы, однако форма и размеры буллы имеют таксономическое значение для каждого таксона сем. Lernaeopodidae (Kabata, Cousens, 1972), в том числе и рода *Salmincola* (Шедько, 2008). Поэтому мы считаем вполне возможным наличие у сибирского хариуса особой формы *S. longimanus complex* в ранге подвида. Следует заметить, что при анализе другого специфического паразита рыб сем. Thymallidae М. Б. Шедько (2008) пришла к выводу о наличии в составе *S. thymalli* 6 форм в ранге вида, в том числе считает валидными: *S. thymalli* (Kessler, 1868); *S. baicalensis* Messjatzeff, 1926; *S. mongolicus* Gundriser, 1972.

При описании новых видов нами сделано предварительное обобщение о составе хозяев и ареалах копепод рода *Salmincola*, имеющих строгую локализацию в полости обонятельных ямок (капсул) лососевидных рыб (Бурдуковская, Пронин, 2010). В монографии О. Н. Пугачева (2004) указано, что ареал *S. longimanus* ограничен водоемами Западной Монголии. В этом же обзоре в ареале *S. longimanus* также указываются реки Енисей (для сибирского хариуса) и Кобдо (для монгольского хариуса) без указания государственной принадлежности территории. На карте ареалов в этой работе верно отмечено нахождение в Западной Монголии (бассейн р. Кобдо) и в России (бассейн р. Енисея, Республика Тыва), однако в тексте общий ареал (только Западная Монголия) указан ошибочно. Первоописание *S. longimanus* сделано А. Н. Гундризером из бассейна р. Кобдо (оз. Мумудай) на территории России (Гундризер, 1974). В той же работе описан подвид *S. longimanus sibiricum* из другого озера (Хариусовое или Каратоть) в бассейне р. Хамсары (притока Бол. Енисея). Таким образом, изначально *S. longimanus* и *S. longimanus sibiricum* описаны с территории России из двух разных бассейнов (Центрально-Азиатского и Енисейско-Ледовитоморского). По сообщению М. Б. Шедько (2008), проведено ис-



Современное состояние и прогноз гостально-пространственного распределения *Salmincola longimanus* complex — паразитов обонятельных ямок хариусовых (Thymallidae) и сиговых (Coregonidae) рыб.

Modern state and the prognosis of the hostal-spatial distribution of *Salmincola longimanus* complex, parasites of nose capsules of grayling (Thymallidae) and cisco (Coregonidae) fishes.

следование морфологической изменчивости *S. longimanus* по материалам О. Н. Пугачева из оз. Ногон (бассейн р. Кобдо, Зап. Монголия), результаты которых пока не опубликованы (личное сообщение М. Б. Шедько). Таким образом, именно эти находки следует считать первой регистрацией вида в Монголии.

Итак, в настоящее время установлено, что в обонятельных ямках лососе-севидных рыб семейств Coregonidae и Thymallidae паразитируют 3 вида копепод рода *Salmincola* (*S. longimanus*, *S. svetlanovi*, *S. lavaretus*) и один подвид (*S. l. sibiricum*). Статус последнего необходимо определить после детального переописания морфологии. Все четыре формы, кроме общей локализации в полости обонятельного органа, имеют визуально отличительный признак — «длиннорукость» (максиллопеды II длиннее тела раков), по которому они могут рассматриваться как группа *S. longimanus* complex, аналогично *S. thymalli* complex (по: Шедько, 2008) с достаточно высокой видовой дифференциацией по ряду морфологических характеристик: количеству дистальных шипиков антенны I (отсутствие — *S. longimanus*, 1—2 — *S. svetlanovi*, 3 — *S. lavaretus*), наличию сосочка на предпоследнем членике максиллопеды у *S. longimanus* (редуцирован — *S. svetlanovi*, *S. lavaretus*), наличию дополнительного шипа на субхеле максиллопеды у *S. lavaretus*, наличию экзоподита в виде конического сосочка максиллы I у *S. longimanus* и *S. lavaretus* (редуцирован у *S. svetlanovi*), по количеству апикальных папилл эндоподита максиллы I (3 — *S. longimanus*, 2 — *S. svetlanovi*, 3 — *S. lavaretus*), отсутствию шипиков на бугорчатом отростке (4) эндоподита антенны II у *S. lavaretus* и 1 экз. *S. longimanus*. Визуально виды отличаются по форме буллы: обратнояйцевидная — *S. longimanus*, шаровидная — *S. svetlanovi*, грибовидная — *S. lavaretus*.

Все находки видов рода *Salmincola* в обонятельных ямках хариусовых и сиговых рыб зарегистрированы только в озерных водоемах. Известные в настоящее время ареалы форм *S. longimanus* complex ограничиваются водоемами Центрально-Азиатского (бассейн р. Кобдо на территории Западной Монголии и юге Республики Тыва, Россия) и Байкало-Ленского бассейна (верховья Большого Енисея, оз. Байкал и оз. Хубсугул) (см. рисунок). Пока можно констатировать отсутствие каких-либо форм *S. longimanus* у хариусовых рыб бассейна р. Амура и других рек Дальнего Востока России (Шедько, 2008).

Слабая паразитологическая изученность обонятельных ямок лососе-видных рыб и вероятная узкая специфичность «носовых» паразитических копепод рода *Salmincola* не исключают их находок у других видов рыб подотряда *Salmonoidei* в других районах Евразии, поэтому прогноз нахождения видов или подвидов *S. longimanus* complex может стать реальностью в ближайшее время (см. рисунок).

Особенности морфологии и регистрация новых видов хозяев этого комплекса и новых регионов нахождения могут стать началом нового этапа изучения экологической ниши видов рода *Salmincola*, локализующихся в обонятельном органе рыб, как особо экологической группы мезопаразитов (промежуточной между экто- и эндопаразитами) и познания процессов ко-эволюции их с хозяевами из семейств хариусовых и сиговых рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке проекта М-49 «Разнообразие, биогеографические связи и история формирования биот долгоживущих озер Азии» по программе Интеграционных исследований СО РАН (координатор доктор биологических наук, О. А. Тимошкин, ЛИН СО РАН).

Список литературы

Бурдуковская Т. Г., Пронин Н. М. 2010. Новые виды паразитических копепод рода *Salmincola* (Soropoda, Lernaeopodidae) из обонятельных ямок хариусовых (*Thymallidae*) и сиговых (*Coregonidae*) рыб бассейна оз. Байкал. Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. 32 : 20—29.

Гундризер А. Н. 1974. Паразитические веслоногие рыб Тувы. Тр. НИИББ. 3 : 61—68.

Гусев А. В. 1987. Тип членистоногие — Arthropoda. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука. 3 : 378—514.

Дубинин В. Б. 1950. О специфичности перьевых клещей в связи с эволюцией их хозяев. Успехи соврем. биол. 29 (3) : 442—457.

Дубинин В. Б. 1951. Перьевые клещи (Analgesoidea). Ч. I. Введение в их изучение. Фауна СССР. Паукообразные. Нов. сер. М., Л. 6 (5) : 364 с.

Казаченко В. Н. 1981. Паразитические копеподы (Crustacea: Soropoda) основных промысловых рыб Тихого и Индийского океанов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 23 с.

Казаченко В. Н. 2001. Определитель семейств и родов паразитических копепод (Crustacea: Soropoda) рыб. Моногр.: В 2 ч. Владивосток: Дальрыбвтуз. Ч. 1. 161 с.

Маркевич О. П. 1937. Soropoda parasitica пресных вод СССР. Киев: АН УРСР. 222 с.

Павловский Е. Н. 1934. Организм как среда обитания. Природа. 1 : 80—91.

Пronин Н. М., Пронина С. В., Бурдуковская Т. Г. 1999. Паразитические ракообразные (Crustacea: Copepoda) водоемов бассейна Байкала. В кн.: Биоразнообразие Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука. 141—159.

Пronин Н. М., Пронина С. В., Бурдуковская Т. Г. 2004. Паразитические ракообразные. В кн.: Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна: В 2 т. Новосибирск: Наука. Т. 1: Озеро Байкал. 2 : 845—53.

Пугачев О. Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб. 250 с.

Шедько М. Б. 2008. Фауна и морфологическая изменчивость копепод рода *Salmincola* (Lernaeopodidae) — паразитов хариусовых рыб (Thymallidae). Матер. IV Всерос. съезда паразит. общ-ва при РАН «Паразитология в XXI веке — проблемы, методы, решения». СПб.: Лема. 3 : 219—223.

Kabata Z. 1976. A rational look at parasitic Copepoda and Branchiura. *Wildlife Diseases*. 211 : 175—181.

Kabata Z. 1977. Redescription of *Salmincola longimanus* Gundrizer, 1974 (Copepoda: Lernaeopodidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 90 (2) : 189—193.

Kabata Z. 1992. Copepods parasitic on fishes. *Synopsis of the British fauna* (N. S.). 7 : 1—246.

Kabata Z., Cousens B. 1972. The structure of the attachment organ of Lernaeopodidae (Crustacea: Copepoda). *Journ. Fish. Res. Board Can.* 29 : 1015—1023.

Messjatzeff I. I. 1926. Parasitische Copepoden aus dem Baical-See. *Arch. Naturgesch.* 4 : 120—134.

Pronin N. M. 1998. List of parasitofauna species. In: Lake Baikal. Evolution and biodiversity. Leiden: Backhugs Publishers. 417—447.

Pronin N. M., Pronina S. V. 1998. Specificities of the parasite fauna of the Kosogol Grayling — *Thymallus arcticus nigrescens*, a Khobsgol lake endemic (Mongolia). Parasitology Intern. Abstr. of the IX Intern. congr. of the parasitology (Icopa IX). 47 (1) : 283—289.

LOCALIZATION OF CRUSTACEANS — FISH PARASITES
AND NOSE CAPSULES AS THE HABITAT OF THE GENUS SALMINCOLA
(PODOPLEA: LERNAEOPODIDAE) MESOPARASITES

N. M. Pronin, T. G. Burdukovskaya

Key words: copepods, parasites, mesoparasites, fishes, localization, nose capsules.

S U M M A R Y

Copepoda parasitica of Baikal fishes (16 species) is divided into 7 groups according to their localization: parasites of the gill apparatus, gill covers, gill and buccal cavities, nasal fossa, cutaneous covering, and fins. It was proposed to separate nasal fossa parasites as the special ecological group of mesoparasites. Typical specimens of the group include crustaceans *Salmincola longimanus* complex — parasites of grayling and cisco fishes consist of three species (*S. longimanus*, *S. svetlanovi*, *S. lavaretus*) and one subspecies (*S. longimanus sibirica*).